DOI:10.1931/guihaia.gxzw202212037

虎耳草属的资源分类及育种进展

唐世梅[1,2,3,4]，张霞[2,4]，陈倩如[2,4]，蔡文淇[2,4]，李炎林[2,4]，田代科[1,3*]

1. 中国科学院分子植物科学卓越创新中心辰山科研中心/上海辰山植物园，上海 201602；2. 湖南农业大学园艺学院，长沙 410128；3. 上海市资源植物功能基因组学重点实验室，上海 201602；4. 湖南省中亚热带优质花木繁育与利用工程技术研究中心，长沙 410128）

摘要：虎耳草属（*Saxifraga* L.）资源丰富且分布广泛，全球约有 440~500 种。其分类一直受到植物学家的关注。该属具有重要的观赏和药用价值，欧洲多国非常重视其观赏资源的开发利用。虎耳草属的品种培育距今已有 150 多年的历史，到 2022 年底国际虎耳草协会（The Saxifrage Society）网站收录了 1 692 个品种，但只有 1 个品种来自中国。可见，我国虽然是虎耳草属的多样性中心之一，但对其观赏资源的开发利用远远落后于欧美甚至日本。该文从虎耳草属的种质资源、分类概况、育种进展等方面进行综述，并简要介绍该属资源的利用现状，为今后我国虎耳草属的分类、育种及应用提供借鉴。结果表明：（1）虎耳草种质资源丰富，但属下系统演化关系仍存在诸多问题，有待整合形态和分子生物学手段开展系统而深入的研究；（2）该属品种主要通过杂交育种和变异筛选的方式育成，英国、捷克、德国、荷兰为培育品种最多的国家；（3）我国对该属的品种选育工作起步晚，育成品种少且育种方式单一。

关键词：虎耳草属，栽培品种，种质资源，育种，研究进展

Advances on taxonomy and breeding of *Saxifraga* L.

TANG Shimei[1,2,3,4], ZHANG Xia[2,4], CHENG Qianru[2,4], CAI Wenqi[2,4], LI Yanlin[2,4], TIAN Daike[1,3*]

(1. *Chenshan Science Research Center of CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences, Shanghai Chenshan Botanical Garden,* Shanghai 201602, China; 2. *College of Horticulture, Hunan Agricultural University,* Changsha 410128, China; 3. *Shanghai Key Laboratory of Plant Functional Genomics and Resources,* Shanghai 201602, China; 4. *Hunan Provincial Midsubtropical High Quality Flower and Tree Breeding and Utilization Engineering Technology Research Center,* Changsha 410128, China)

Abstract: *Saxifraga* L. is rich in species diversity with about 440–500 species and broad distribution. The taxonomical issues of this genus have been continuously concerned by the botanists. *Saxifraga* has important ornamental and medicinal values. Some of European countries have made great efforts on the exploitation and utilization of its ornamental resources. China is one of the diversity centers of *Saxifraga*, but it has been lagged far behind Europe, USA and even Japan in exploitation and utilization on ornamental value of this genus. The world breeding work in *Saxifraga* started 150 years ago. By the end of 2022, the 1 692 names of cultivars had been on-line listed by The Saxifrage Society, but only one came from China. In this paper, the germplasm resources of *Saxifraga*, and progress on its classification and breeding were reviewed, and also the utilization of its ornamental resources was briefly introduced, which will provide an important reference for taxonomical research, breeding and horticultural application of this genus in China. The results were as follows: (1) *Saxifraga* is rich in germplasms, but many scientific issues remain in the evolutionary relationships of its subordinate systems, which require a systematic and in-depth investigation by integrating morphological and molecular biology methods. (2) The cultivars of this genus are mainly raised through cross-breeding and mutant selection, and the majority of cultivars produced from the UK, Czech Republic, Germany, and the Netherlands. (3) The breeding of *Saxifraga* started very

基金项目：上海市绿化和市容管理局科研专项（G182412）。

第一作者：唐世梅(1998-)，硕士，研究方向为国产虎耳草属的多样性及观赏价值评价，(E-mail)1648943359@qq.com。

***通信作者：**田代科，博士，研究员，博士生导师，研究方向为植物分类及多样性评价、植物迁地保育、观赏植物种质创新及利用等，(E-mail)dktian@cemps.ac.cn。

late in China, with only few cultivars from one breeding method.

Key Words: *Saxifraga*, cultivar, germplasm resource, breeding, research progress

虎耳草属（*Saxifraga* L.）是虎耳草科（Saxifragaceae）中最大的属，也是分类最为复杂困难的属之一（潘锦堂，1992；张梦华，2018）。该属主要由耐寒性的多年生草本组成，稀一年或二年生草本，花瓣 5，通常为辐射对称，稀两侧对称，雄蕊 10，花丝棒状或钻形（潘锦堂，1992）。虎耳草属的很多种类为药材，在化学成分和药理活性方面，国内外对部分种类开展过比较深入的研究，其中已知的药理活性包括：抗菌抗病毒疗效、抗炎抗氧化功能以及抗突变、抗肿瘤、抗雌雄激素的作用，甚至有护肝、诱导成纤维细胞凋亡、降血糖、镇咳作用等（左国营等，2007；于淑玲，2009；李玉兰，2011）。挪威虎耳草（*Saxifraga oppositifolia* L.）的叶子还被用作茶，其叶和花可食用，因其富含维生素 C 而作为因纽特人饮食中必不可少的一部分（Nyvoll, 2019）。此外，虎耳草属的高山类群具有其它大部分高山植物所不具有的优良特性。例如，该属很多种类寿命长、可全年观叶、多花、花色多样（白、黄、浅黄、橙、红、淡紫、紫和粉色）、抗虫性好以及栽培条件下往往能保持野生状态下的植物形态，而许多其它高山植物在花园里的表现通常不如在野外（Sellars, 2019；Malcolm, 2008）。鉴于虎耳草属的优良观赏特性，在全球育种者的长期努力下，培育出大量品种并在园林中应用。截至 2022 年底，负责虎耳草属栽培品种国际登录的权威机构 The Saxifrage Society（国际虎耳草协会）网站（https://www.saxifraga.org/）已收录了 1 692 个虎耳草属的品种名称。在国外，部分观赏价值高的虎耳草属种类和品种已被广泛应用于花境布置、岩石园点缀、盆栽观赏等，而国内对虎耳草属观赏价值的开发利用程度还远远不够，目前仅局限于虎耳草（*S. stolonifera* Curt.）一种。研究方面主要关注虎耳草属的药用价值，忽视了其观赏价值（Takeda et al., 2020；Kawahara et al., 2021）。近年来，虎耳草因其漂亮的株形、叶形、叶色和极强的栽培适应性等优点，在国内越来越多地被作为盆栽观赏、盆景点缀、岩石园和地被植物等进行应用（孔令亚等，2014；刘嘉等，2016），但该属其它种类的观赏价值开发利用方面还是空白，至今还没有培育出一个杂交品种，与国外相比差距甚大。为了让科技工作者和大众尽快了解这种差距，促使我国园艺界对虎耳草属资源调查分类和其观赏价值开发利用的重视，本文对虎耳草属的全球资源及分类状况、虎耳草属的育种历史、进展和方法等进行分析总结，并对我国虎耳草属育种和观赏价值的开发利用提出一些有益思考和建议。

1 虎耳草属资源及分类

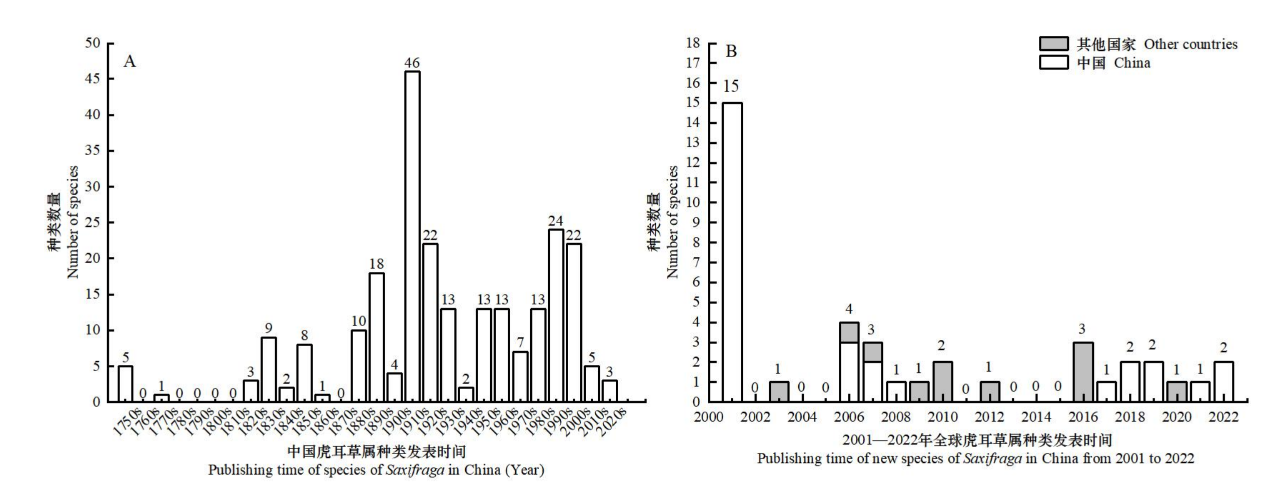
虎耳草属全球有 440~500 个种，约占虎耳草科的三分之二（Tkach et al., 2015）。虎耳草属以适应寒冷的多年生草本植物为主，广泛分布于北半球。该属起源于北美的落基山，向南扩散到南美洲的安第斯山和火地岛，在北部经白令海峡扩散到欧亚大陆。在这些地区，其高度的生物多样性可与蒿属（*Artemisia* L.），薹草属（*Carex* L.），毛茛属（*Ranunculus* L.）和早熟禾属（*Poa* L.）等相媲美（Ebersbach et al., 2016）。虎耳草属生于林缘、草原、冻土地带、岩坡石隙，其多样性中心包括中国—喜马拉雅山脉、高加索山脉、阿尔卑斯山脉以及北极的山区（Elven et al., 2011）。虎耳草属在生长习性、形态、营养特性、生殖特性以及花粉粒和种子的微观形态上都表现出显著多样性，因此该属在研究高山植物系统演化、物种进化等领域常作为模式类群（Ebersbach et al., 2018）。在繁殖方式方面，虎耳草属除了主要通过种子繁殖外，有些种类还可通过匍匐茎、球茎、珠芽等方式繁殖。该属的授粉方式通常为昆虫传粉，少数自交授粉（Zhmylev, 2001）。我国虎耳草属南北均产，主要分布于西南、青海和甘肃等省的高山地区；其中云南分布最多，约 100 种，多生长在海拔 3 000 m 以上的高山岩石上及石缝间（Kunming Institute of Botany, 2006）。

虎耳草属组间、组内，或种下分类，均有植物学者关注研究，使用的分类方式包括传统形态分类、分子系统学（核糖体 ITS 片段，叶绿体片段、叶绿体基因组、ddRAD-seq 等）及数量分类学（Zhang et al., 2015; Fujii, 2020）方式等。林奈（1753）正式建立了虎耳草属，当时该属仅含 31 种但无属下分类。Haworth (1803) 首次对该属进行了属下等级分类，将其划分为 6 个组（Sect. *Nudicaules* Haw.; 石荷叶组 Sect. *Irregulares* Haw.; 舌形组 Sect. *Ligulatae* Haw.；山羊臭组 Sect. *Ciliatae* Haw.；Sect. *Lobatae* Haw.；Sect. *Stoloniferae* Haw.）。虎耳草属最早的分类系统是由 Engler 和 Irmscher（1916，1919）建立的，后来的分类系统由 Gornall（1987）修订，包括 15 个组、19 个亚组和 34 个系，当前被国际虎耳草协会使用。近年来，虎耳草属分子系统的研究获得迅速发展，相关研究表明该属独立为一个单系，并与莛虎耳草属（*Micranthes* Haw.）互为姊妹支系（Xiang et al., 2012；Tkach et al., 2015；Deng et al., 2015），Tkach（2015）利用 254 种虎耳草属植物在分子系统发育分析中确定了虎耳草属的主要分支，并与以往的 3 个分类处理进行了比较，确认了该属至少有 13 个组和 9 个亚组。对虎耳草属的组间关系研究表明，虎耳草组（Sect. *Saxifraga*）与山羊臭组互为姊妹单系

（Vargas, 2000；Gao et al., 2015），舌形组与糙叶组[Sect. *Trachyphyllum* (Gaudin) W.D.J.Koch]是多系类群（Dechaine et al., 2013；Dechaine, 2014）。Conti 等（1999）根据 ITS 和 *matK* 基因对分布在欧洲的舌形组进行了分析，结果显示：舌形组是一个多系类群，该组的一些类群与垫状组（Sect. *Porphyrion* Tausch）聚成一支；张得均等（2008）根据分子系统地理研究成果表明山羊臭组分支内所涉及的 5 个亚组分为两大支。Zhang 等（2020）利用 ITS、*trnL-F*、*PSBA-trnH* 和 *matK* 重组了石荷叶组的系统发育关系，结果支持东亚的石荷叶组与北美的 Sect. *Heterisia* Raf.各为一支。此外，近年来与该属近缘种间（Gao et al.,2017；Magota et al., 2018；Natalia et al., 2019；Magota et al., 2021）或种内（Abbott & Comes, 2003；Jørgensen et al., 2006；Winkler et al., 2012；Magota et al., 2021）遗传分化相关的研究也有报导，其中涉及最多的物种包括广泛分布于欧洲（西班牙、意大利和希腊北部）、亚洲（喜马拉雅山）和北美（南至科罗拉多）的挪威虎耳草，该种有 8~9 个亚种（Malcolm, 2008），以及广泛分布于日本的齿瓣虎耳草（*S. fortunei* Hook.f.）等。

在我国，虎耳草一名始载于南宋医药学家王介著的《履巉岩本草》（张慧等，2021）。1992 年潘景堂确定我国有虎耳草属植物 203 种，并将其分为 8 个组：双喙组[Sect. *Birostres* (Gornall) C.Y.Wu & J. T. Pan]、斑点组[Sect. *Punctatae* (Engl.) J. T. Pan]、石荷叶组、球茎组（Sect. *Mesogyne* Sternb.）、小花组[Sect. *Micranthes* (Haw.) D. Don]、山羊臭组、舌形组和点地梅形组（Sect. *Aretiaria* Sternb.）（潘锦堂，1992）。Flora of China 记载国产该属植物 216 种，重新分为 7 组：小花组、石荷叶组、糙叶组、山羊臭组、球茎组、垫状组、虎耳草组（Pan et al., 2001），同以往相比变化较大。在物种方面，国产虎耳草属已有 245 种发表（图 1：A），其中 FOC 中收录了 216 种，2001—2022 年底发表了 29 种（图 1：B）。挪威虎耳草在 1753 年被命名，是国产虎耳草属最早发表的种类，这与林奈命名虎耳草属的时间相同（Linnaeus, 1753）。此后，1760—1820 年间仅有 1 个虎耳草属种类被命名；1910—1920 年是命名发表的高峰期，共有 46 种被发表，这同虎耳草属最早的分类系统建立时间相对应（Engler, 1958；Engler, 1916—1919）；第二个发表高峰期为 1990—2000 年间，共有 24 种被描述发表。

在全球范围来看，根据国际植物名称索引（IPNI，International Plant Names Index）（https://www.ipni.org/）和世界植物在线（POWO，Plants of the World Online）（https://powo.science.kew.org/）的数据查询结果（图 1：B，表 1），2001—2022 年底共有 40 个种类发表，其中最多的一年（2001 年）发表 15 种，均来自中国，有 7 年（2002，2004，2005，2011，2013—2015）全球没有新种发表。在最近这 22 年期间，我国发表 29 种，其中 2001 年发表数量集中，此后每年描述的种类很少。



数据来源于 Flora of China （2001）及其后发表文献、国际植物名称索引和世界植物在线；2020s: 2020—2022 底。

The data are from Flora of China (2001), later publications, International Plant Names Index and Plants of the World Online; 2020s: 2020—2022.

图 1 虎耳草属国产种类发表历史及 21 世纪该属全球物种增加状况

Fig.1 History of Chinese *Saxifraga* described with time period and globally increased species number in the 21st century

表 1 2001—2022 年中国虎耳草属发表种类

Table 1 List of species of *Saxifraga* in China described from 2001 to 2022

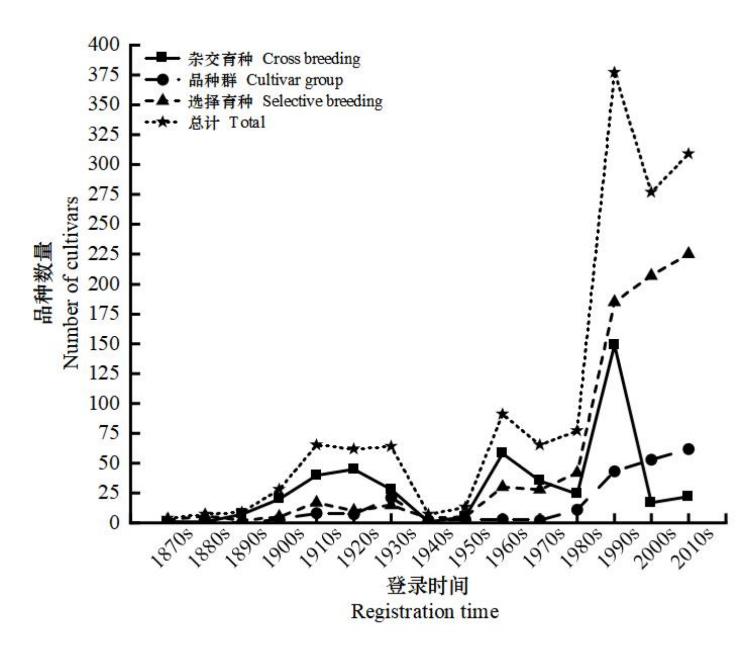
序号 No.	拉丁名 Latin name	中文名 Chinese name	发表时间 Publishing time
1	*S. benzilanensis* H. Chuang	奔子栏虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
2	*S. bijiangensis* H. Chuang	碧江虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
3	*S. champutungensis* H. Chuang	菖蒲桶虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
4	*S. dahaiensis* H. Chuang	大海虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
5	*S. dongchuanensis* H. Chuang	东川虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
6	*S. dongwanensis* H. Chuang	东旺虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
7	*S. habaensis* C. Y. Wu ex H. Chuang	拟繁缕虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
8	*S. hengduanensis* H. Chuang	横断山虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
9	*S. jingdongensis* H. Chuang	景东虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
10	*S. lushuiensis* H. Chuang	泸水虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
11	*S. megacordia* C. Y. Wu ex H. Chuang	大心虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
12	*S. minutifoliosa* C. Y. Wu ex H. Chuang	小叶虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
13	*S. pseudoparvula* H. Chuang	细虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
14	*S. valleculosa* H. Chuang	山箐虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
15	S. *versicallosa* C. Y. Wu ex H. Chuang	多痂虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2001
16	*S. banmaensis* J. T. Pan	斑玛虎耳草（Pan et al., 2006）	2006
17	*S. dingqingensis* J. T. Pan	丁青虎耳草（Pan et al., 2006）	2006
18	*S. daliensis* H. Chuang	大理虎耳草（Kunming Institute of Botany, 2006）	2006
19	*S. xiaozhongdianensis* J. T. Pan	小中甸虎耳草（Pan et al., 2007）	2007
20	*S. ludingensis* J. T. Pan	泸定虎耳草（Pan et al., 2007）	2007
21	*S.daqiaoensis* F. G. Wang & F. W. Xing	大桥虎耳草（Wang et al., 2008）	2008
22	*S. kegangii* D. G. Zhang, Y. Meng & M. H. Zhang	克纲虎耳草（Zhang et al., 2017）	2017
23	*S. luoxiaoensis* W. B. Liao, L. Wang & X. J. Zhang	罗霄虎耳草（Zhang et al., 2018）	2018
24	*S. viridipetala* Z. X. Zhang & Gornall	绿瓣虎耳草（Gao et al., 2018）	2018
25	*S. damingshanensis* W. B. Liao, W. Y. Zhao & J. H. Jin	大明山虎耳草（Zhao et al., 2019）	2019
26	*S. shennongii* L. Wang, W. B. Liao & J. J. Zhang	神农虎耳草（Zhang et al., 2019）	2019
27	*S. viridiflora* X. J. Zhang, T. Deng, J. T. Chen & H. Sun	绿花虎耳草（Zhang et al., 2021）	2021
28	*S. sunhangiana* T. Deng, X. J. Zhang & J. T. Chen	文县虎耳草（Zhang et al. , 2022）	2022
29	*S. yangshuoensis* Hai L. Chen, W. B. Xu & Yan Liu	阳朔虎耳草（Chen et al., 2022）	2022

2 虎耳草属育种进展

2.1 育种历史、品种数量及其特点

虎耳草属的育种历史已有 150 多年。通过对国际虎耳草协会的品种数据库进行检索和统计分析发现，共检索到 1870—2020 年期间有培育时间记载的虎耳草属品种 1 455 个，其中，奥地利的 Kerner 和 Anton 于 1870 年培育的‘Guthrieana’是最早有明确育种者姓名及品种培育年份记载的品种。按照每 10 年间培育出的品种数量统计发现波动较大，如 1870—1880 年间培育的虎耳草属品种最少，仅 4 个；随后品种培育总数逐渐增加，到 1930—1940 年和 1940—1950 年间又分别减少到 7 和 13 个；而 1990—2000 年间培育的品种最多，达到 377 个（图 2）。自 1890 年以来培育的虎耳草属品种数量占比 66.19%，相比 1890 年以前，这是一个惊人的数据，说明了近 40 年以来该属品种培育的快速兴起。

根据不同虎耳草属品种的来源对其进行划分，可分为 3 类，即来源于直接选育（920 个）、杂交（454 个）和品种群（296 个），各占比 54.66%、27.75%和 17.59%。1880—1980 年育出的虎耳草属品种主要来源于杂交选育；1980—2000 年育出的虎耳草属品种主要来源于原种的直接选育（434 个）和杂交育种（190 个），各占比 59.37%和 25.99%；2000 年之后以选择育种方式为主（图 2）。



数据来源于国际虎耳草协会（2022 年前）。下同。

The data are from The Saxifrage Society (before 2022). The same below.

图 2　虎耳草属历年培育出的品种数量

Fig. 2　Number of *Saxifraga* cultivars raised in different time periods

按照品种所培育的国家分析，据不完全统计共有来自 16 个国家培育了 1 487 个虎耳草属品种。其中，英国、捷克、德国、荷兰和美国培育的品种数分别为 609、390、197、120 和 78，合计占总数的 93.75%；其他国家培育的品种少，如意大利、日本、瑞士和爱尔兰分别培育了 27、27、19、6 个品种；加拿大、奥地利和法国仅分别培育了 5、3、2 个品种，中国、挪威、瑞典和比利时均只分别培育了 1 个品种（图 3）。

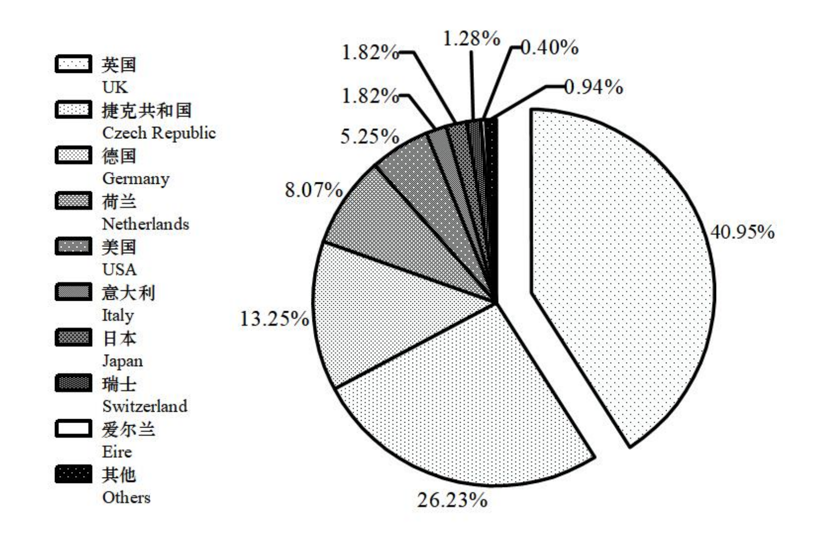


图 3 世界各国培育的虎耳草属品种数量比较

Fig.3　*Saxifraga* cultivars produced from different countries

根据不同年份和国家对虎耳草属品种进行检索，收录品种中均有年份和国家记载的虎耳草属品种共计 1 380 个。从育种历史上看，育种历史最为悠久的国家有英国、瑞士和奥地利，在 1870—1880 年间就有虎耳草属的品种选育；其次，德国的虎耳草属品种记录首次出现在 1890—1900 年间；随后，爱尔兰和法国在 1910—1920 年间有虎耳草属品种育出。从不同国家所培育的虎耳草属品种数量比较，英国排名第一，共培育了 556 个（40.29%）；虽然捷克在 1930—1940 年才出现虎耳草属品种记载，时间均晚于上述欧洲 6 国，但其培育的品种总量仅次于英国，为 383 个（27.75%）；排在第三位的为德国，共计 168 个（12.17%）；而瑞士和奥地利虽然在虎耳草属的育种方面起步早，但育出的品种总数分别仅有 14 和 2 个。英国和德国分别自 1870 年和 1890 年以来均有虎耳草属品种培育出；荷兰和美国培育虎耳草属品种起步较晚，分别于 1990

年和 1960 年才有品种出现，但品种总数却分别居第 4、5 位。特别是荷兰，仅 1900—2020 年 30 年间的品种数就达到全球第 4 位，可见该国的育种发展速度之快。反观我国，虎耳草属品种的首次登录时间为 2014 年（Tian, 2014），而且为该属首个有正式名称的品种，因此从育种历史和培育的品种数量上同发达国家相差甚远。

2.2 虎耳草属的育种方式

2.2.1 直接选育

直接选育是培育虎耳草属新品种最常用、最有效的方法。特别是 1990 年以来，通过直接选育的方式将野生变种、变型或变异个体培育成符合观赏目标的园艺品种成为虎耳草属的主要育种方法。通过此方式培育的品种有 912 个，占总品种数的 53.90%，分别来源于 Sect. *Porphyron* Tausch（591 个）、舌形组（189 个）、石荷叶组（106 个）、虎耳草组（24 个）和 Sect. *Gymnopera* D.Don（2 个）5 个组。国际虎耳草协会对部分直接选育的品种来源的记录并没有都具体到种，甚至部分只记录到组、亚组或系，推测其可能是由于原始育种记录信息不全的缘故，尤其是早期培育的品种。

垫状组大约有 110 个种分布于欧洲、喜马拉雅山脉和中国西南部，大多是株高仅几厘米的垫状植物（Zhmylev, 1997）。值得注意的是，表 2 中的 *S. burseriana* Lapeyr.和 *S. marginata* Sternb.都属于 *S.* ser. *Kabschia*，而 *S.* ser. *Kabschia* 和 *S.* ser. *Engleria* 都是 *S.* subsect. *Porophyllum* 的下级分类单位，挪威虎耳草则来自于 *S.* subsect. *Oppositifoliae* Hayek。由此计算出表中对 *S.* subsect. *Porophyllum* 直接选育的品种有 527 个，说明育种家热衷于通过对 *S.* subsect. *Porophyllum* 直接选育来筛选新品种，也说明 *S.* subsect. *Porophyllum* 的原种具有较高的观赏价值且变异丰富；挪威虎耳草也是来自于 Sect. *Porphyrion* 的下级分类单位对叶亚组中值得关注的类群，由此种筛选出 28 个品种。

表 2 选择育种获得 10 个及以上品种的亲本来源

Table 2 Origin of cultivars above ten through selection breeding

序号 No.	选择育种的来源 Source of breeding	品种数 Number of cultivars
1	*S.* subsect. *Porophyllum*	287
2	*S.* ser. *Kabschia*	168
3	*S.* sect. *Ligulatae*	101
4	*S. fortunei*	86
5	*S. paniculata*	53
6	*S.* ser. *Engleria*	38
7	*S. oppositifolia*	28
8	*S. burseriana*	24
9	*S. cochlearis*	12
10	*S. stolonifera*	12
11	*S. marginata*	10

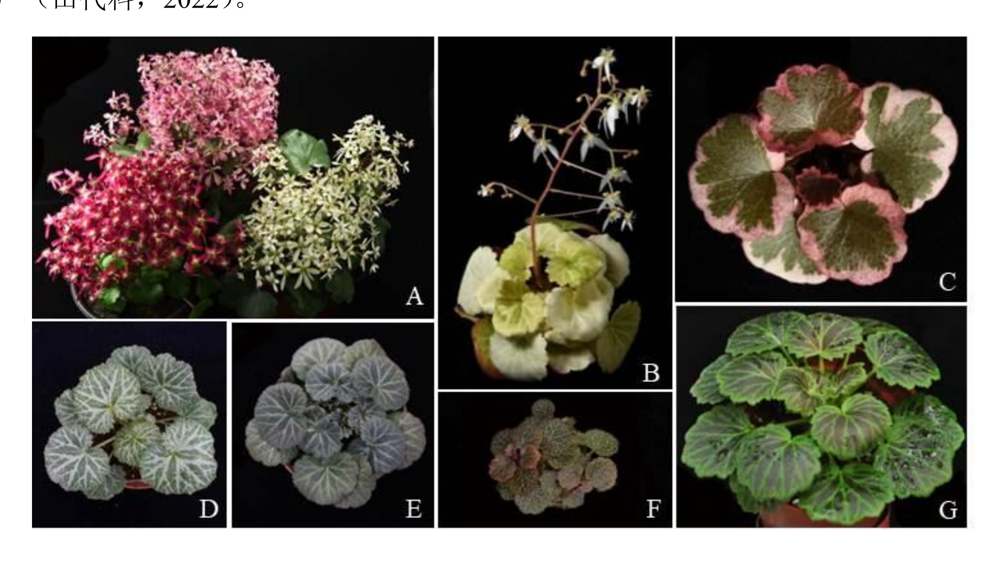
注：数据来源于国际虎耳草协会（2022 年前）。下同。

Note: The data based on The Saxifrage Society (before 2022). The same below.

舌形组包括在欧洲和非洲北部的约 10 个种（Zhmylev, 1997），其中锥花虎耳草（*S. paniculata* Mill.）和匙叶虎耳草（*S. cochlearis* Rchb.）的分布非常广泛，其它种的分布则呈现破碎化（Malcolm, 2008）。按照 Gornall（1987）的分类，舌形组中大多数都有美丽的白花，但也有一些开红色或粉色花的优良品种，例如‘Foster's Red’‘Hare Knoll Beauty’‘Rosea’（Sellars, 2019）。通过对该组进行直接选育所产生的品种共 166 个，包括从锥花虎耳草和匙叶虎耳草分别直接选育的 53 和 12 个品种（表 2）。锥花虎耳草为多年生植物，非常耐寒、不易染病，也不需要过多打理（Malcolm, 2008），这可能是它能被广泛选育并应用于园林中的重要原因之一。虽然舌形组仅有约 10 个种，但对该组的资源开发与利用同有近 110 个种的垫状组相比并不逊色。

石荷叶组有 10~20 种，分布于亚洲东部，直立且株高（含花序）可达 40 cm，有大的带叶柄的基生叶（Gornall, 1994）。据作者不完全统计，虎耳草属的品种中通过齿瓣虎耳草选择育种培育出的品种共计 86 个。1993—2015 年由英国皇家园艺学会（RHS，Royal Horticultural Society）给 51 个虎耳草属品种颁发了花园优秀奖（AGM，Award of Garden Merit），其中 70.59%的品种来自于选择育种，有 14 个品种来自于齿瓣虎耳草，其中 13 个品种在 2015 年获奖。不仅如此，日本的 27 个品种中有 24 个来自齿瓣虎耳草，其原因可能是齿瓣虎耳草的变种——大文字草（*S. fortunei* var. *incisolobata* Engl. & Irmsch.）的野生资源分布广泛，在日本的

北海道、本州、四国、九州等地均产，多样性高，自然变异大，叶、花形、色各异，花大而多，因此大文字草品种繁多，美不胜收（图 4：A）。大文字草的花瓣不等长，上侧 3 瓣明显短于下侧 2 瓣，从而组成一个“大”字，由此得名（刘嘉等，2016）。同为石荷叶组的虎耳草不仅是药材还是一种野菜，比如在中国有虎耳草炒鸡蛋；在日本则拥有更多千奇百怪的做法，比如虎耳草叶天妇罗(一种油炸食物)、凉拌、煮汤等，人们对它味道的评价是：具有一股青草香，颇为奇特。日本育种者培育的虎耳草品种‘七变化’（‘Nana Henge’），‘御所车’（‘Tricolor’） 和‘极姬雪の下’（‘Gokuhime Yukinoxita’）等很受国内外爱好者的欢迎（图 4：B, C, F）。‘七变化’在冬季的新叶为纯白色，随着生长叶片转为绿白相间，老叶会泛起红晕，甚至有全株雪白的情况，变化多端，十分新奇；‘御所车’的叶片有不规则的白色或浅粉色镶边，叶中部绿色或绿中带粉，典雅华美；‘极姬雪の下’植株矮小，叶片小而密集，最大叶仅如无名指指甲般大小，娇小玲珑，十分可爱，是做微型盆景的上佳材料（陶隽超等，2016）。除此之外，田代科等（2014）从野外发现的虎耳草变异株筛选培育而成的新品种‘黑魁’（‘Hei Kui’），叶片莲座状紧凑排列，不仅植株健壮、株型优美，其叶莲座状排列，叶表面脉间规则分布大小不等的纺锤形黑眉状斑纹，观赏性高，极具园林应用潜力（图 4：G），在北京举行的“第二届园林植物新品种新技术交流会”被评为最具潜力新品种（张哲，2016）。‘黑魁’虎耳草也是我国首个自主培育和首个国际登录的虎耳草品种（田代科，2015）。此外‘雪纹’（‘Xue Wen’）和‘天目恩赐’（‘Tianmu Enci’）为上海辰山植物园 2020 年申报完成国际登录的品种（图 4：D, E），前者叶片表面沿着叶脉具有宽窄不等的白色条纹，该品种尽管在我国园林应用的历史悠久，但在完成国际登录前一直没有具体的品种名，同更为常见的纯绿色叶片个体一起在民间统称为虎耳草；后者为新选育出的新品种，叶片表面脉区白纹狭窄，脉间为深绿和黑条斑（但对光照较敏感），密被粉红色长毛，生长旺盛，观赏价值高，尚未大量推广（田代科，2022）。



A. 大文字草系列品种；**B.** ‘七变化’；**C.** ‘御所车’；**D.** ‘雪纹’；**E.** ‘天目恩赐’；**F.** ‘极姬雪の下’；**G.** ‘黑魁’。

A. cultivars of *S. fortunei* var. *Incisolobata*; **B.** ‘Nana Henge’; **C.** ‘Tricolor’; **D.** ‘Xue Wen’; **E.** ‘Tianmu Enci’; **F.** ‘Gokuhime Yukinoxita’; **G.** ‘Hei Kui’.

图 4 部分观赏虎耳草属品种举例

Fig.4 Some ornamental cultivars of *Saxifraga*

虎耳草组分布最广（欧洲、非洲北部、亚洲、北美和南美洲），该组由 70~85 个种组成；Sect. *Gymnopera*（4 个种）都分布在欧洲的山区（Webb, 1989）。虎耳草组的物种数虽然远多于舌形组和石荷叶组，且在物种分布范围上占优势，但数据显示通过直接选育出的该组品种数却相对较少。实际上，全球育种者统一把该组部分观赏价值较高的种或杂交品种归为了 *S.* Mossy Group 栽培群。

2.2.2 杂交育种

杂交育种也是选育新品种的重要培育方式之一。在已登录的虎耳草属所有杂交品种中，垫状组的组内种间或品种间杂交产生的杂交品种共计 456 个（98.06%），且均来自于 *S.* Subsect *Porophyllum* 的 3 个亚系间或亚系内（*Kabschia*，*Engleria*，*Tetrameridium*）杂交，与 Malcolm（2008）的专著记载相同；舌形组的组内种间或品种间的杂交品种共计仅 9 个（1.94%），来自于 5 个杂交组合，但未见组间杂交品种的记载。垫状组共登录有 92 个杂交组合，使用最多的是杂交组合是 *S.* × *megaseaeflora*（*S. aretioides* Lapeyr、*S. burseriana* L.、*S. lilacina* Duthie、*S. media* Gouan），共培育出 67 个品种；其次是 *S.* × *poluanglica*（*S. aretioides*、*S. lilacina*、*S. media*、*S. poluniniana* Harry Sm.）共培育出 34 个品种；居第 3 位的杂交组合为 *S.* × *anglica* （*S.

aretioides、*S. lilacina*、*S. media*），共育出 25 个品种（表 3）。来自捷克的 Radvan Horný和 Karel Mirko Webr（1986）发表的《*Porophyllum Saxifrages*》曾详细地介绍了该亚组 3 个亚系的种及杂交品种（Malcolm, 2008）。

表 3 超过 10 个杂交品种的杂交群亲本组合

Table 3 Grex with cross parents involved in cultivars above ten

序号 No.	杂交群名 Grex name	亲本 1 Parent 1	亲本 2 Parent 2	亲本 3 Parent 3	亲本 4 Parent 4	品种数 Number of cultivars
1	*S.* × *megaseaeflora*	*S. aretioides*	*S. lilacina*	*S. media*	*S. burseriana*	67
2	*S.* × *poluanglica*	*S. aretioides*	*S. lilacina*	*S. media*	*S. poluniniana*	34
3	*S.* × *anglica*	*S. aretioides*	*S. lilacina*	*S. media*	-	25
4	*S.* × *borisii*	*S. marginata*	*S. ferdinandi-coburgi*	-	-	24
5	*S.* × *boydii*	*S. aretioides*	*S. burseriana*	-	-	21
6	*S.* × *elisabethae*	*S. burseriana*	*S. sancta*	-	-	21
7	*S.* × *irvingii*	*S. burseriana*	*S. lilacina*	-	-	15
8	*S.* × *petraschii*	*S. burseriana*	*S. tombeanensis*	-	-	14
9	*S.* × *salmonica*	*S. burseriana*	*S. marginata*	-	-	11
10	*S.* × *concinna*	*S. cinerea*	*S. dinnikii*	-	-	10
11	*S.* × *hornibrookii*	*S. lilacina*	*S. stribrnyi*	-	-	10
12	*S.* × *lismorensis*	*S. aretioides*	*S. lilacina*	*S. media*	*S. georgei*	10

注：-表示无。

Note：- indicates non.

虎耳草属的原生种作为亲本参与杂交培育的品种数如表 4 所示，其中涉及 *S. burseriana*（1753 年发表）的品种最多。14 个参与杂交的原生种中除了近优越虎耳草（*S. corymbosa* Hook.f. & Thomson）外，其余 13 个原生种在我国均不产，说明国外主要利用当地的种质资源进行新品种培育，我国的虎耳草属种质资源很少被欧美用于育种。研究表明，垫状组的自然杂交种分布于欧洲和高加索地区，喜马拉雅地区也可能广泛存在该组的自然杂交种（Malcolm, 2008）。

表 4 超过 10 个杂交品种的相关原生种亲本

Table 4 Species producing over ten hybrid cultivars

序号 No.	原生种 Species	杂交品种数 Number of hybrid cultivars	中国分布 Distribution in China	发表年份 Year published
1	*S. burseriana*	200	-	1753
2	*S. aretioides*	194	-	1801
3	*S. lilacina*	188	-	1904
4	*S. media*	151	-	1773
5	*S. marginata*	85	-	1822
6	*S. ferdinandi-coburgi*	65	-	1901
7	*S. poluniniana*	51	-	1958
8	*S. sancta*	41	-	1843
9	*S. stribrnyi*	38	-	1902
10	*S. tombeanensis*	29	-	1869
11	*S. sempervivum*	24	-	1906
12	*S. cinerea*	22	-	1958
13	*S. dinnikii*	13	-	1892
14	*S. corymbosa*	11	+	1843

注：-表示无；+表示有。

Note：- indicates no; + indicates yes.

英国育种家 Gornall（1994）在 Some aspects of hybridisation in the genus *Saxifraga* 一文中详细介绍了虎耳草属人工杂交育种方法的步骤。首先用酒精给镊子消毒，并在母本的花药成熟前去雄，使用空茶袋、薄纱袋甚至纸袋来套袋以避免去雄的花朵被污染；当母本的柱头变得潮湿或膨胀时，用镊子或清洗干净的毛笔取父本的成熟花粉在母本柱头表面轻轻摩擦，每次授粉前都须给镊子消毒；授粉后将母本重新套袋，挂

上标签并在笔记本上记录日期，以及父本母本的信息等。虎耳草属植物的花粉产生后，会在几天或几周后失活，如果花粉被弄湿，花粉活力只能保持几个小时。一般来说双核花粉的花粉活力比三核花粉持续时间更长。虎耳草属中除山羊臭组为三核花粉外，其它都为双核花粉，因此，除山羊臭组外其它虎耳草属物种的花粉更适合低温条件下保存以后使用。可在花药裂开前收集花药保存在干燥的小瓶中放入冰箱，这样花粉活力可保持一个月，冷冻起来甚至可以保持一年，但不同种间会存在差异。除此之外，Richard Gornall还介绍了虎耳草属人工杂交的实验设计，衡量杂交是否成功的标准等。

2.3 虎耳草属品种群

《国际栽培植物命名法规》（第九版）规定：品种群是基于一定相似性的品种、植物个体或植物集合体的正式等级，品种群的品种可能来自直接选育，也可能来自杂交（向其柏和臧德奎，2016）。国际虎耳草协会数据库中共有来自于 68 个品种群的 296 个品种，占总品种数的 17.49%。品种数排在前三位的品种群分别为 *S.* Mossy Group，*S.* Blues Group 和 *S.* London Pride Group，分别有 138（46.62%）、24（8.11%）和 22 个品种（7.43%），其它品种群的品种总数均小于等于 6 个。*S.* Mossy Group 由虎耳草组的大部分原种和杂交种组成，该栽培群植株低矮，叶片细小紧凑，形似苔藓植物，因此通常被称为苔藓虎耳草，该类品种花色丰富，有花色纯白的‘Fleece’、白色花瓣上带明显浅绿脉络的‘Schwefelblüte’等；花色深浅不一的红色系，如浅粉色的‘Knapton Pink’、粉红的 ‘Glassel’s Crimson’、玫红的‘Triumph’、深红的‘Welsh Dragon’等。这类虎耳草形态比较接近于生长在高山的部分种类，多数被应用于岩石园或盆栽，其花量大、花色鲜艳，少数当成地坛草花。*Saxifraga* Blues Group 的叶莲座状着生，叶细小并紧凑排列在地面形成一个半球形，镶嵌着生粉色、橘红或玫红的花朵，花瓣圆形，其中‘Satchmo’的花瓣还有浅波浪状缺刻。*Saxifraga* London Pride Group 来自于 Sect. *Gymnopera*（除 *S. cuneifolia* 外），具长叶柄，叶片深绿或浅绿，圆形或匙形，具缘齿，椭圆形的白色花瓣上点缀着粉红色和黄色的斑点，雄蕊和花药为粉色。

2.4 虎耳草属品种的杰出育种者

欧洲的育种者对虎耳草属的育种贡献最大，其中德国的育种者 Sündermann 和 Franz 共同培育出 115 个品种，为育种者之最，所育品种数占德国的 68.45%，包括本国的首个虎耳草品种。这些品种中，有 88 个来源于杂交育种，26 个来自于选择育种，1 个来自于栽培群。品种数第二多的育种者为捷克的 Lang 和 Karel，两位在 1990—2020 年 30 年间共培育出 100 个品种，最近一次记载为 2017 年，该年培育出的品种有 7 个。这些品种中，通过栽培群选育的最多，有 71 个，来自杂交育种的有 16 个，源于选择育种的有 13 个。荷兰的 Moerland 和 Bart 是品种数量第三多的育种者，二者于 2000~2020 年间培育出 99 个品种，占荷兰总数的 82.50%。

3 问题与展望

3.1 虎耳草属的分类

作为研究高山植物系统演化、物种进化和多样性等领域的特征类群（邓家彬，2015），近二十年来，虎耳草属的分子系统学研究得到了迅速发展，但该属的属下系统演化关系仍存在诸多问题（胡晶晶，2020），组的划分存在不确定性，并不能真实地反映虎耳草属属下等级的自然发生规律，因此有待整合形态和分子生物学手段开展系统而深入的研究。在资源调查和新物种描述方面，进入 21 世纪后，除了 2001 年发表 15 种最多外，此后每年发表的种类不超过 4 种，甚至这期间有 7 年无新种描述发表，说明本世纪全球虎耳草属的经典分类学研究几乎停滞不前，这显然同缺乏该属植物专属型分类学家从事相关工作相关，而并不代表该属植物的家底已基本被摸清。云南为我国虎耳草属种类分布最多的省份，2001 年发表的 15 种均分布在该省，显然同该省具有丰富的生物多样性相关。本世纪我国发表虎耳草属种类 29 个，其中石荷叶组由原来 7 种增加到现在的 15 种，新增加的种类发现于广西、广东、湖南、江西和甘肃，因此推测该组还可能有新种待调查。此外，2001 年发表的 15 种国产虎耳草属种类均来自从事虎耳草专属植物分类研究的同一学者，而此后发表的种为非虎耳草专属的不同学者参与的工作，说明国内现已缺专门针对这一类群开展研究的分类学者，因此我国的虎耳草属家底尚未清楚，急需年轻分类学家针对该属开展系统的资源调查、分类及其修订工作。但是，面向全球开展虎耳草属的资源调查和分类研究更可能面临长期的艰巨挑战。

3.2 国际虎耳草属的育种趋势及展望

根据国际虎耳草协会的数据库数据统计，在有年份记载的品种数中，1990 年至 2022 年底仅 32 年间培育的虎耳草属品种数占比 66.19%，且将花卉业作为支柱产业的荷兰自 1995 年培育第 1 个虎耳草属品种以来，陆续培育出大量优良虎耳草属品种，说明了近半个世纪虎耳草属育种的兴起。但该属的育种大都局限于欧美国家，亚洲除日本外还处于落后阶段，目前其他洲的育种还是空白。现有记载的虎耳草属品种主要通过

杂交育种和变异筛选的方式育成。杂交育种主要利用 Subsect. *Porophyllum* 的 3 个系间或系内杂交，组间或属间杂交未见报导，组间或属间杂交可能成为未来的重要育种方向。当前，传统的育种方式还是主流，但利用诱变、分子技术等进行辅助育种将来一定会成为选择，但这些育种方法需要不断摸索。在育种材料选择上，国际交流的日趋频繁带动了种质资源的快速流通，为育种家们提供了亲本选择的便利。但在引进国外的优良原种和品种时，除了主要考虑其观赏价值外，还应充分考虑到品种对本土气候和土壤条件的环境适应性。

3.3 我国虎耳草属的育种现状及展望

相比国际上的虎耳草属育种历程长和品种数量多，我国开展该属的育种工作还很少，才刚开始不久，但也说明育种潜力巨大，因为气候和资源多样性很高。我国虎耳草属的育种存在明显不足：（1）育种起步晚，2013 年才完成该属品种的首次国际登录，中国也才有了第一个虎耳草品种名（'黑魁'）；（2）品种数量太少，截止 2022 年底仅有 3 个品种（其中 1 个已被英国虎耳草协会数据库收录）；（3）育种材料及方式单一，品种仅通过野外变异筛选培育而成，杂交育种还没有起步；（4）除了上海辰山植物园开始全面收集石荷叶组资源外，尚无科研单位或个人针对育种目标开展该属的资源系统收集。育种落后同我国丰富的虎耳草属种质资源形成了极大反差。系统全面地调查掌握我国虎耳草属的种质资源对该属的新品种选育至关重要（程金水，2010），也是开展活体资源收集和高效育种的前提。首先，虎耳草属的石荷叶组（约 15~20 个种）仅在东亚分布（Ebersbach et al., 2017；Magota et al., 2021），其中不乏观赏价值高的育种材料，如虎耳草、齿瓣虎耳草及近几年发表的部分石荷叶组新种，其中前两种的种内多样性很高，直接选育出品种的概率大；其次，被西方国家广泛应用于虎耳草属品种选育的垫状组在喜马拉雅山脉和中国西南部等地有分布，可作为驯化和杂交亲本的优良材料。因此，在引进国外优良育种材料作为亲本的同时，也应该充分挖掘本国的丰富虎耳草属资源，开展选择驯化、杂交、理化诱变，甚至分子手段等综合育种方式，培育适合我国不同区域气候特点的优良品种。

3.4 虎耳草属观赏资源的开发及应用

除了品种培育外，欧美国家还十分重视对观赏虎耳草属植物的开发和推广应用。例如，2009 年 4 月，布拉格岩石园俱乐部（Prague Rock Garden Club）举办的虎耳草属春季展览会展出了大约 700 株虎耳草属植物及栽培品种，此次展览还包括了相关讲座和种子交换等活动。国际虎耳草协会专为虎耳草属育种者设立了塞尔吉奥•巴奇杯（Sergio Bacci Cup），以激励育种者培育出优秀新品种。可见虎耳草属育种及推广在欧美国家开展的很好。此外，国外很多植物园也重视虎耳草属植物资源的收集和展示，这些植物园往往建设有岩生植物专类园，其中就点缀着很多虎耳草属种类和品种，如英国的邱园（Kew Gardens）、美国的丹佛植物园（Denver Botanic Gardens）、新西兰的达尼丁植物园（Dunedin Botanic Garden）等，关于一些虎耳草属类群栽培方式的专著也有发行。对比国外，我国对虎耳草属植物的关注点大部分集中在少数种类的药理活性上（张慧等，2021），在本属的观赏价值的开发利用上存在巨大差距。近年来，国内关于虎耳草在林下地被绿化、案头装饰、岩石园、墙垣、野趣园、垂直绿化中的阴面壁面绿化、城市立交垂直绿化方面和阴面垂直花坛上的应用已有报导（孔令亚等，2014；许红娟和陈之林，2015），但目前国内市场上的虎耳草属品系较少，多样性低，仅有来自日本石荷叶组和英国 *S.* Mossy Group 的少数品种。

3.5 虎耳草属新品种 DUS 测试指南创制

虎耳草属品种虽然通过国际虎耳草协会进行登录后使其名称合法化，便于生产和科研等活动交流，但同其他植物栽培品种一样，登录后的品种并不受法律保护。目前，国际植物新品种保护联盟（UPOV，International Union for the Protection of New Varieties of Plants）和任何一个国家都还没有创制出版《虎耳草属新品种 DUS 测试指南》。而且，虎耳草属还不在我国植物新品种保护名录中，因此新品种很难获得保护权，这将严重阻碍育种者的积极性。只有尽快将虎耳草属纳入国家新品种保护目录，并及时创制出该属的新品种 DUS 测试指南，及时申请新品种权保护，才能切实保障虎耳草属植物育种者的权利，促进新品种培育和合理推广应用，有利于我国虎耳草园艺产业的健康发展。

参考文献

ABBOTT RI, COMES HP, 2003. Evolution in the arctic: a phylogeographic analysis of the circumarctic plant, *Saxifraga oppositifolia* (Purple *Saxifraga*) [J]. New Phytol, 161(1): 211–224.

CHEN HL, XU WB, ZHAO WY, et al., 2022. Morphological and molecular identification for *Saxifraga yangshuoensis* (sect. *Irregulares*, Saxifragaceae), a new species from Guangxi, China [J]. Taiwania, 67(4): 603–608.

CHENG JS, 2010. Landscape Plant Genetic Breeding [M]. Beijing: China Forestry Press: 1–468. [程金水，2010. 园林植物遗传育种学[M]. 北京：中国林业出版社: 1–468.]

CONTI E, SOLTIS DE, HARDIG TM, et al., 1999. Phylogenetic relationships of the silver saxifrages (*Saxifraga* sect. *Ligulatae* Haworth): implications for the evolution of substrate specificity, life histories, and biogeography [J]. Mol Phylogenet Evol, 13(3): 536–555.

DECHAINE EG, ANDERSON SA, MCNEW JM, et al., 2013. On the evolutionary and biogeographic history of *Saxifraga* sect. *Trachyphyllum* (Gaud.) Koch (Saxifragaceae Juss.) [J]. PLoS ONE, 8(7): e69814.

DECHAINE EG, 2014. Introducing the spotted saxifrages: *Saxifraga* sect. *Bronchiales*, sect. nov. (Saxifragaceae) [J]. Rhodora, 116(965): 25–40.

DENG JB, DREW BT, MAVRODIEV EV, et al., 2015. Phylogeny, divergence times, and historical biogeography of the angiosperm family Saxifragaceae [J]. Mol Phylogenet Evol, 83(9): 86–98.

DENG JB, 2015. Phylogeny, divergence time, and biogeography of Saxifragaceae [D].Sichuan: Sichuan Agricultural University: 1–106. [邓家彬，2015. 虎耳草科的分子系统发育、时间分化及其生物地理学研究[D]. 四川：四川农业大学: 1–106.]

EBERSBACH J, MUELLNER-RIEHL A, FAVRE A, et al., 2018. Driving forces behind evolutionary radiations: *Saxifraga* section *Ciliatae* (Saxifragaceae) in the region of the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Bot J Linn Soc, 186(3): 304–320.

EBERSBACH J, MUELLNER-RIEHL AN, MICHALAK I, et al., 2016. In and out of the Qinghai-Tibet Plateau: divergence time estimation and historical biogeography of the large arctic-alpine genus *Saxifraga* L. [J]. J Biogeogr, 44(4): 900–910.

EBERSBACH J, SCHNITZLER J, FAVRE A, et al., 2017. Evolutionary radiations in the species-rich mountain genus *Saxifraga* L. [J]. BMC Evol Biol, 17(1)199.

ELVEN R, MURRAY D, RAZZHIVIN VY, et al., 2011. Annotated Checklist of the Panarctic Flora (PAF) Vascular Plants, version 1.0 [M]. National Centre of Biosystematics, Natural History Museums and Botanic Garden, University of Oslo.

ENGLER A, IRMSCHER E, 1958. Saxifragaceae-*Saxifraga* [M]//:Saxifragaceae-*Saxifraga*.

ENGLER A, IRMSCHER E, 1916–1919. Saxifragaceae: *Saxifiraga* [M]. In Das Pflanzenrei ch. Wilhelm Engelmann, Leipzig: 1–709.

FUJII S, TOKUOKA Y, MAKI M, 2020. Leaf morphology of *Saxifraga fortunei* var. *obtusocuneata* and var. *suwoensis* (Saxifragaceae) [J]. Acta Phytotax. Geobot, 71(3): 231–242.

GAO QB, LI Y, GENGJI ZM, et al., 2017. Population genetic differentiation and taxonomy of three closely related species of *Saxifraga* (Saxifragaceae) from Southern Tibet and the Hengduan Mountains [J]. Front in Plant Sci, 8: 1325.

GAO QB, LI YH, GORNALL RJ, et al., 2015. Phylogeny and speciation in *Saxifraga* sect. *Ciliatae* (Saxifragaceae): Evidence from psbA-trnH, trnL-F and ITS sequences [J]. Taxon, 64(4): 703–713.

GAO Q, ZHANG Z, CHEN S, et al., 2018. A new species of *Saxifraga* in section *Ciliatae* subsection *Gemmiparae* (Saxifragaceae) from Sichuan province, China [J]. Phytotaxa, 333(2): 228–234.

GORNALL R, 1994. Some aspects of hybridisation in the genus *Saxifraga* [J]. Saxifrage Mag Art. https://www.saxifraga.org/plants/saxifrage-magazine-articles/36-some-aspects-of-hybridisation

GORNALL RJ, 1987. An outline of a revised classification of *Saxifraga* L. [J]. Bot J Linn Soc, 95: 273–292

HAWORTH AH, 1803. Miscellanea Naturalia: Sive Dissertationes Variae and Historiam Naturalem Spectantes [M]. Londini: Typis J. Taylor.

HU JJ, 2020. Studies on karyotypes and genome sizes of *Saxifraga* in the alpine belt from Hengduan Mountains [D]. Chongqing: Chongqing Normal University: 1–83. [胡晶晶，2020. 横断山高山带虎耳草属核型与基因组大小研究[D]. 重庆：重庆师范大学：1–83.]

JØRGENSEN MH, ELVEN R, TRIBSCH A, et al., 2006. Taxonomy and evolutionary relationships in the *Saxifraga rivularis* complex [J]. Syst Bot, 31(4): 702–729.

KAWAHARA T, ITO A, KISO A, et al., 2021. Inhibitory effect of strawberry geranium (*Saxifraga stolonifera*) on Toll-like receptor 2-mediated inflammatory response in human skin keratinocytes [J]. J Ethnopharmacol, 275

(2021): 114039.
KONG LY, OU GJ, WANG CH, 2014. Application of *Saxifraga stolonifera* Curt. to landscape architecture [J]. Shaanxi Forest Sci Technol, 2014(2):77–78+93. [孔令亚，欧刚军，王春辉，2014. 虎耳草在园林中的应用[J]. 陕西林业科技，2014(2)：77–78+93.]
KUNMING INSTITUTE OF BOTANY, 2006. Chinese Academy of Sciences. Flora Yunnanica [M]. Beijing: Science Press: 1–227.
LINNAEUS C, 1753. Linnaeus C: Species Plantarum Stockholm [M]. Stockholm: Impensis Laurentii Salvii: 398–405.
LIU J, TAO JC, WU M, 2016. *Saxifraga fortunei* var. *incisolobata* [J]. Flower Tree & Penjing (Bonsai Stone Appreciation), 2016(1)78–79. [刘嘉，陶隽超，吴鸣，2016 大文字草[J]. 花木盆景(盆景赏石)，2016(1)：78–79.]
LI YL, 2011. Studies on the chemical constituents and activity of *Saxifraga tangutica* Engl. [D]. Lanzhou: Lanzhou University of Technology: 1–49. [李玉兰，2011. 藏药甘青虎耳草的化学成分及药理作用研究[D]. 兰州：兰州理工大学: 1–49.]
MALCOLM MG, 2008. Saxifrages: The Definitive Guide to 2000 Species, Hybrids & Cultivars [M]. London: Timber Press: 1–384.
MAGOTA K, SAKAGUCHI S, AKAI K, et al., 2018. Diversity of S*axifraga acerifolia* and *S. fortunei* based on nuclear and chloroplast microsatellite markers [J]. Bull Nat Mus Nat Sci, Ser B, 44(2): 85–96.
MAGOTA K, SAKAGUCHI S, HIROTA SK, et al., 2021. Comparative analysis of spatial genetic structures in sympatric populations of two riparian plants, *Saxifraga acerifolia* and *Saxifraga fortunei* [J]. Amer J Bot, 108(4): 680–693.
MAGOTA K, SAKAGUCHI S, LEE JS et al., 2021. Phylogeographic analysis of *Saxifraga fortunei* complex (Saxifragaceae) reveals multiple origins of morphological and ecological variations in the Japanese Archipelago [J]. Mol Phylogenet Evol, 163(2021):107230.
NYVOLL K, 2019. Arctic cuisine-indigenous use [J]. Saxifrage Mag Art. https://www.saxifraga.org/plants/saxifrage-magazine-articles/54-arctic-cuisine-indigenous-use
PAN JT, 1992. Flora Reipublicae Popularis Sinicae [M], Tomus 34(2). Beijing: Science Press: 35–231. [潘锦堂，1992. 中国植物志：第三十四卷，第二分册[D]. 北京：科学出版社：35–231.]
PAN JT, GORNALL RJ, OHBA H, 2001. Saxifragaceae, in Flora of China [M]// Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, (8): 280–344.
PAN JT, MEI LJ, CHEN SL, et al., 2006. *Saxifraga banmaensis* and *S. dingqingensis*, two new species of the Saxifragaceae from China [J]. Acta Phytotaxon Sin, 44 (4): 443–446.
PAN JT, MEI LJ, ZHANG DJ, et al., 2007. Two new species of *Saxifraga* (Saxifragaceae) from southwestern China [J]. J Bot Nomenclature, 17(4): 512–515.
SELLARS D, 2019. The joy of Sax [J]. Saxifrage Mag Art. https://www.saxifraga.org/plants/saxifrage-magazine-articles/57-the-joy-of-sax
TAKEDA Y, MURATA T, JAMSRANSUREN D, et al., 2020. *Saxifraga spinulosa*-derived components rapidly inactivate multiple viruses including SARS-CoV-2 [J].Viruses, 12(7): 699.
TAO JC, LIU J, WU M, 2016. Beautiful *Saxifraga stolonifera* [J]. FlowerTree & Penjing (Bonsai Stone Appreciation), 2016(6): 68-69. [陶隽超，刘嘉，吴鸣，2016. 缤纷"虎耳草"[J]. 花木盆景(盆景赏石)，2016(6)：68–69.]
TIAN DK, 2014. *Saxifraga stolonifera* 'Heikui' [J]. Saxifrage Mag, (22):48–49
TIAN DK, 2015. 'Heikui', the first new cultivar of *Saxifraga* in China [J]. Chin Flower & Penjing, 2015(5): 4-5. [田代科，2015. 中国首个虎耳草属国际登录新品种—— '黑魁' [J]. 中国花卉盆景，2015(5)：4–5.]
TIAN DK, 2022. Three international registered cultivars of *Saxifraga* L in China [J]. Potted Flowers Trees, 2022(5): 36-39. [田代科，2022. 我国虎耳草国际登录的三个品种[J]. 花木盆景，2022(5)：36–39.]
TKACH N, RÖSER M, MIEHE G, et al., 2015. Molecular phylogenetics, morphology and a revised classification of the complex genus *Saxifraga* (Saxifragaceae) [J]. Taxon, 64(6): 1159–1187.
TKACH N, RÖSER M, SUCHAN T, et al., 2019. Contrasting evolutionary origins of two mountain endemics: *Saxifraga wahlenbergii* (Western Carpathians) and *S. styriaca* (Eastern Alps) [J]. BMC Evol Biol, 19:18.

VARGAS PA, 2000. Phylogenetic study of *Saxifraga* sect. *Saxifraga* (Saxifragaceae) based on nrDNA ITS sequences [J]. Plant Syst Evol, 223(1): 59–70.

WANG FG, YU SY, XING FW, 2008. *Saxifraga daqiaoensis* (Saxifragaceae), a new species from Guangdong, China [J]. Ann Bot Fenn, 45(3): 237–239.

WEBB DA, GORNALL RJ. Saxifrages of Europe: With Notes on African, American and Some Asiatic Species [M]. London: Helm, 1989.

WINKLER M, TRIBSCH A, SCHNEEWEISS GM, et al., 2012. Tales of the unexpected: Phylogeography of the arctic-alpine model plant *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae) revisited [J]. Mol Ecol, 21(18): 4618–30.

XIANG CL, GITZENDANNER MA, SOLTIS DE, et al., 2012. Phylogenetic placement of the enigmatic and critically endangered genus *Saniculiphyllum* (Saxifragaceae) inferred from combined analysis of plastid and nuclear DNA sequences [J]. Mol Phylogenet Evol, 64(2): 357–367.

XIANG QB, ZANG DK, 2014. International Code of Botanical Nomenclature (ICBN) [M]. Beijing: China Forestry Press: 1–206. [向其柏，臧德奎，2016. 国际栽培植物命名法规. 北京：中国林业出版社：1–206]

XU HJ, CHEN ZL, 2015. Application of *Saxifraga stolonifera* in landscape vertical greening [J]. Heilongjiang Agr Sci, 2015(10): 126–128. [许红娟，陈之林，2015. 虎耳草在园林垂直绿化中应用初探[J]. 黑龙江农业科学，2015(10)：126-–128.]

YU SL, 2009. Potted maintenance technology of *Saxifraga stolonifera*, a health flower [J]. Chin Hort Abstr, 25(11):154. [于淑玲，2009. 保健花卉——虎耳草的盆栽养护技术[J]. 中国园艺文摘，25(11)：154.]

ZHANG DJ, CHEN SY, GAO QB, et al., 2008. Circumscription and phylogeny of *Saxifraga* sect. *Ciliatae*: Evidence from nrDNA ITS sequences [J]. J Syst Evol (formerly Acta Phytotaxon Sinica), 46(5):667–675. [张得钧，陈生云，高庆波，等，2008. 虎耳草属山羊臭组的界定和系统发育：核糖体 DNA ITS 序列证据[J].植物分类学报，46(5)：667–675.]

ZHANG H, LI QY, HE SW, et al., 2021. Research progress on chemical constituents and pharmacological activities of *Saxifraga stolonifera* [J]. Prog Vet Med, 42(1): 94–99. [张慧，李秋月，贺尚文，等，2021. 虎耳草化学成分及药理活性研究进展[J]. 动物医学进展，42(1)：94–99.]

ZHANG JJ, ZHAO WY, MENG KK, et al., 2019. *Saxifraga shennongii*, a new species of Saxifragaceae from Hunan Province [J]. Phytotaxa, 418(1): 79–88.

ZHANG MH, WANG CY, ZHANG C, et al., 2020. Phylogenetic relationships and biogeographic history of the unique *Saxifraga* sect. *Irregulares* (Saxifragaceae) from eastern Asia [J]. J Syst Evol, 58(6):958–971.

ZHANG MH, 2018. Phylogenetic and biogeographic evolution of *Saxifraga* sect. *Irregulares* (Saxifragaceae) [D]. Jishou: Jishou University. [张梦华，2018. 虎耳草属石荷叶组系统发育与地理演化研究[D]. 吉首：吉首大学：1–70.]

ZHANG MH, ZHANG XS, NIE ZL, et al., 2017. *Saxifraga kegangii* (Saxifragaceae), a new species from Hunan province of central China [J]. Phytotaxa, 309(2): 159–165.

ZHANG XJ, FU QS, CHEN JT, et al., 2021. *Saxifraga viridiflora* (Saxifragaceae), an unusual new species from Guangxi, China [J]. PhytoKeys, 184(184): 19–26.

ZHANG XJ, KUANG TH, CHEN JT, et al., 2022. *Saxifraga sunhangiana* (Saxifragaceae), a new species from Gansu, China [J]. Taiwania, 67(2): 195–200.

ZHANG XJ, LIU ZC, MENG KK, et al., 2018. *Saxifraga luoxiaoensis* (Saxifragaceae), a new species from Hunan and Jiangxi, China [J]. Phytotaxa, 350(3): 291–296.

ZHANG Z, 2016. *Saxifraga stolonifera* ‘Hei Kui’ of Chenshan won the most potential new cultivar [J]. For Sci Tech Commun, 2016(9):43. [张哲，2016. 辰山‘黑魁’虎耳草获评最具潜力新品种[J]. 林业科技通讯，2016(9)：43.]

ZHANG ZX, XIA N, GORNALL RJ, 2015. Leaf venation patterns in the genus *Saxifraga* (Saxifragaceae) [J]. Phytotaxa, 221(2): 123–136.

ZHAO WY, MENG KK, FAN Q, et al., 2019. *Saxifraga damingshanensis* (*S.* sect. *Irregulares*, Saxifragaceae), a new species from Guangxi, China [J]. PhytoKeys, 133: 95–103.

ZHMYLEV PY, 1997. Systematical review of rockfoils (*Saxifraga* L.) of Russia and contiguous territories: Subgenera *Porphyrion* and *Saxifraga* [M]. Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir.: Otd. Biol.:102.

ZHMYLEV PY, 2001. Pollination and sex forms in rockfoils in connection with genus *Saxifraga* L. [M]. Evolution (Saxifragaceae). Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir.: Otd. Biol.:106: 30–38.

ZUO GY, LI ZQ, CHEN LR, et al., 2007. Gallic acid esters of bergenin from *Saxifraga melanocentra* （Saxifragaceae）and their inhibition against HCV NS3 protease [J]. Acta Bot Yunnanica, 29(4): 486–488. [左国营，李正全，陈丽蓉，等，2007. 黑蕊虎耳草中岩白菜素没食子酸酯类及其对丙型肝炎丝氨酸蛋白酶的抑制作用[J]. 云南植物研究，29(4)：486–488.]